第29卷 第3期　　昆 虫 学 报　　Vol. 29, No. 3
1986年8月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Aug., 1986

小地老虎飞行肌的超微结构与飞行能力的研究

王荫长　　尤子平
（南京农业大学昆虫教研组）

摘要　电镜观察的结果表明，小地老虎 *Agrotis ypsilon* Rottem。的飞行肌具有十分发达的肌原纤维与线粒体；肌原纤维的收缩率较小，说明肌纤维对翅的高频振荡有很强的适应能力；在吊飞状态下，翅振频率高达100—120赫兹，飞速为7,500米/小时，一次能持续飞行10多小时。飞行时的呼吸率较静息时增加100倍左右，胸温升高5—9℃，每小时消耗脂肪5毫克。起飞的临界温度为8℃，其飞速随温度升高而提高。

关键词　小地老虎　飞行肌的超微结构　飞行能力

鳞翅目昆虫的飞行肌属束状肌类型，是典型的"兴奋—收缩偶联同步肌"。Usherwood（1975）曾作过综述，并对天蚕蛾 *Antheraea* 和夜蛾 *Triphaehna* 及 *Achalaras* 的飞行肌结构进行了详尽的介绍，Ress（1977）指出同步肌的翅振频率为5—30赫兹，Sacktor（1975）等指出，同步飞行肌在持续飞行时，以脂肪作为主要能源，其中一部分转化成为热能。Heinrich（1970）报道天蛾 *Manduca sexta* 在飞行时胸温增高20℃，Casey（1976）研究其它天蛾的飞行时也得到了类似的结果。小地老虎（*Agrotis ypsilon* Rottem.）蛾具有和粘虫相似或更大的飞翔能力（王荫长，1980），但是有关飞行肌的结构特点与飞行能力如何，迄今未见有文献报道，本文就这方面的研究结果介绍如下。

材料与方法

一、小地老虎的饲育　幼虫饲料参考松浦博一等（1978）的配方，并略加改进：苕子叶粉100克；麦胚粉60克，干酵母10克，蓖麻油8克，酪蛋白8克，半胱氨酸0.24克，胆固醇0.4克，抗坏血酸2.4克，琼脂粉7.2克，对羟基苯甲酸甲酯1.6克，水450毫升。

幼虫饲养在20—25℃时。成虫喂10%的蔗糖水，寿命15天左右，产卵正常。

二、飞行肌超微结构观察　以戊二醛作前固定，1%锇酸作后固定，用EPON 872包埋，醋酸铅与醋酸铀染色，超薄切片厚度500埃。在国产DXA4-10型透射电镜下观察；并用S-450扫描电镜观察外形。

三、吊飞装置与体温测定　飞行磨与飞行时间和距离的自动记录仪，均参考吴家荣（1983）的方法略加改进；测定体温用微型热电偶插入中胸内，用光点检流计记录。

四、飞行频率的测定　胸肌兴奋频率以微电极刺入蛾的中胸，在吊飞时将脉冲频率

本文于1984年11月收到。
吴家荣与韩召军同志参加部分工作，特此致谢。

讯号经前置放大后输入示波器，记录波形，翅振频率的测定，依据吊飞时产生的翅振音频，由录音机记录。还音后输入示波器内测定，并用标准讯号发生器校正。

五、呼吸率测定　将测试用的飞行磨置于密封的塑料圆盆内，并用橡皮管把呼出的 CO_2 导入 SBQ 型 CO_2 分析仪中，测出 CO_2 浓度的变化情况，最后计算单位时间内每克虫体释出的 CO_2 量，作为比较呼吸强度的标准。

结　果　讨　论

一、飞行肌的超微结构（图版 I）

1. 肌纤维　扫描电镜下观察到的小地老虎间接飞行肌（中胸背腹肌），由很多方柱形肌纤维组成，外面包裹着一层肌膜，每根肌纤维的横切面为 25×30 微米。肌膜外呈结节状突起，并有横管的内陷小孔，直径约 0.3—0.5 微米，各小孔间纵距 8—10 微米，横向间隔 5 微米。每根肌纤维约含肌原纤维 700—1,000 根。在肌纤维的横切面上，镶嵌着巨大的线粒体，呈放射状排列。

2. 肌原纤维　直径 0.6—1.0 微米，肌节长 2.5—2.6 微米，端膜明显，宽约 0.2 微米。在初羽化时，纤丝不清晰，看不见中膈，明带长约 0.4 微米，暗带长约 2.1 微米，肌原纤维的收缩率约为 16%。从纵切面中可以见到粗纤丝周围有细纤丝六根，排列成六角形，每条细纤丝夹在两条粗纤丝之间。蛾龄 12 天以后，肌原纤维内粗纤丝排列不整齐，但中膈明显。

3. 线粒体　蛾初羽化时，肌纤维内的线粒体呈椭圆形或长椭圆形，排列紧密，成行地嵌镶在肌原纤维之间，两个肌节间一般有线粒体三个，每个大小约 0.4×1.2 微米，初生的

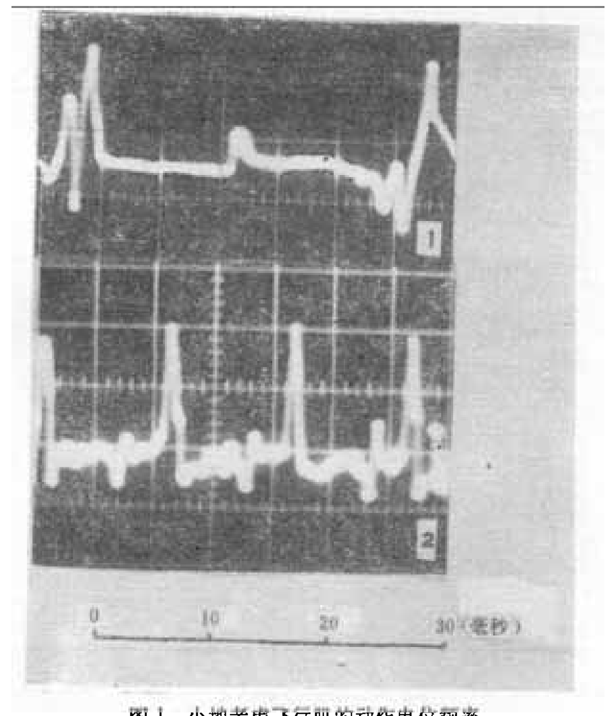


图 1　小地老虎飞行肌的动作电位频率
1. 低速飞行（30 赫兹）　2. 高速飞行（100 赫兹）

线粒体较小，但内嵴致密、整齐。线粒体与肌纤维所占面积之比约为 1—1.2:1。当蛾龄衰老时，线粒体虽大，但内嵴稀疏，呈崩散状，有的外膜已经破裂。

4. 横管与肌质网　横管数量较少，膜厚，直径约 0.2 微米，多排列在两个线粒体的相交处，靠近肌原纤维一侧，有的则分散在肌原纤维间。肌质网多分布在横管周围，囊壁较薄。

5. 微气管　端细胞分布在肌膜外侧，直径约 1 微米。微气管成对地伸进肌膜内，达到线粒体的两端。有时可见到一根微气管内充满液体，另一根内则无液体，呈现出进行积极的气体交换状态。肌原纤维中的微气管直径仅 0.1 微米，附近有电子致密度极高的单层膜结构的圆球体，类似过氧化酶小体。

二、翅肌的发育与飞行参数的变化

1. 飞行速度与持续时间　蛾羽化时，飞行肌已发育完全，但飞行能力较弱，在 20—25℃下测定，在飞行磨上每次只能飞行几秒钟；至羽化后第 3 天，飞行能力明显增强，可连续飞行 10 多小时，飞速为 70 米/分钟，累计飞行距离达 60 公里，在三级风时，顺风飞速与风速相等。羽化第 7 天以后，飞行能力又趋减弱；第 12 天以后，基本上丧失飞行能力，这与从超微结构中见到的线粒体崩散是一致的。

2. 飞行肌的收缩频率与翅振频率　飞行时因肌膜兴奋而发生的脉冲频率，在羽化当天仅为 30 赫兹，兴奋周期为 30 毫秒；蛾龄 3—5 天时，频率增至 100—150 赫兹（图 1）；通过翅振发出的声频，测得蛾龄 3 天时，飞行时的翅振频率为 100—120 赫兹，7 天的为 140 赫兹，从中不但可以看到小地老虎蛾飞行肌兴奋与翅振频率之间的同步关系，而且说明了飞行时的翅振频率达到了相当高的水平。

3. 飞行速度与气温的关系

小地老虎蛾在气温低于 8℃ 时，一般不飞行，达到 8℃ 时，经几分钟的振翅，使胸肌得到预热，即能进入飞行状态，吊飞速度为 7 米/分钟，12℃ 时翅振频率提高，飞速加快，

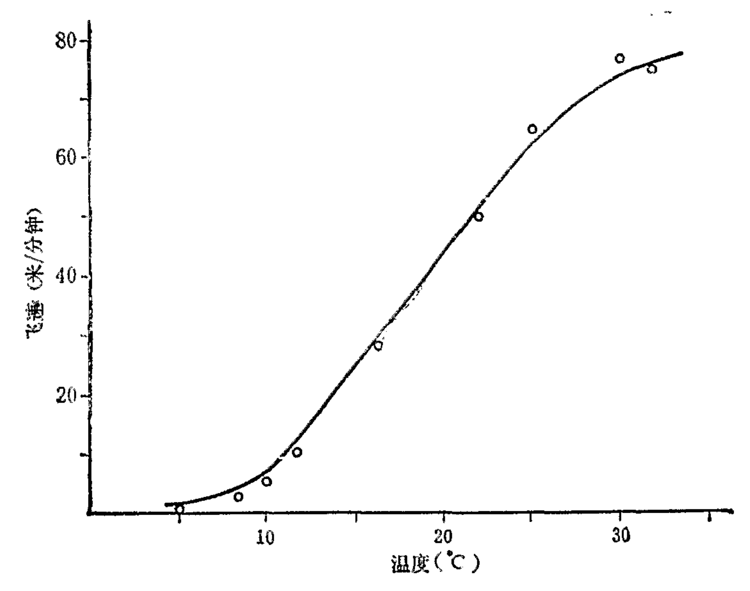


图 2　小地老虎雄蛾在不同温度下的飞速

30℃ 时达到 70 米/分钟，较 8℃ 时增加 10 倍(图 2)。

4. 飞行时的体温调节　小地老虎蛾在静息时，胸温较气温约高 0.5℃，飞行前的翅振活动使胸肌迅速得到预热，在 13℃ 时测定，翅振 3 分钟后，胸温增加 5℃，5 分钟后，胸温增加 9℃，进入巡航速度时，翅振频率为 60—80 赫兹，增温 8℃ 左右，维持胸温在 20—21℃ 之间。但是，此时腹温仅增加 0.5—1℃，当胸温达到 25℃ 以上时，腹温才增加 1—2℃。停飞后 7 分钟，胸温又恢复到静息时的水平。停飞后不久的蛾子，预热时间缩短，有时不经振翅，就能立即起飞。

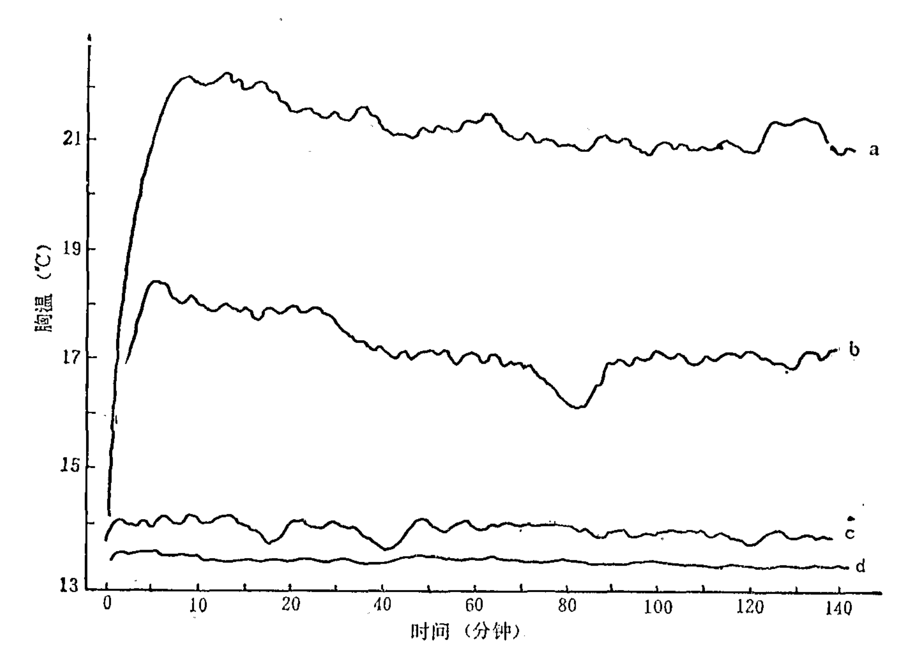


图 3　小地老虎蛾飞行时的体温变化记录
a. 巡航　b. 慢飞　c. 翅振　d. 静息

5. 胸肌收缩与呼吸代谢　小地老虎蛾的呼吸量，以释出的 CO_2 量来计算，静息时为 10 微升/分钟/克体重，飞行时翅振频率达到 40—60 赫兹时（即进入巡航速度），CO_2 的释出量增加到 1，000—1，200 微升/分钟/克体重；频率达到 100—120 赫兹时，激增到 2,000—4,000 微升/分钟/克体重，每隔 1 分钟出现一次峰值(图 4)。

6. 胸肌收缩时的能量消耗　将小地老虎蛾的胸腹之间用细线结扎，不使血液由腹部流入胸部，在吊飞时只能飞行 15—20 分钟，说明胸部能源贮存不能满足持续飞行的需要；当结扎解除以后，几分钟内即能振翅飞行，说明腹部贮存在脂肪体内的能源，得到了动员与输送。测试结果表明，蛾龄 12 天后，腹部含脂率大为减少，最后丧失飞行能力。

小地老虎蛾体内含脂率的变化，随着飞行时间的增加而逐渐减少，据测定雄蛾在飞行前含脂率(干重)高达 45%，飞行 3 小时后，下降到 41%，连续飞行 24 小时，减到 20%，12 天以后，减到 10% 左右。在模拟飞行中，还观察到高频翅振时(快速飞行)，连续 5 小时后，每头蛾消耗脂肪 20 毫克，但在顺风条件下，耗脂量减少到 5 毫克。

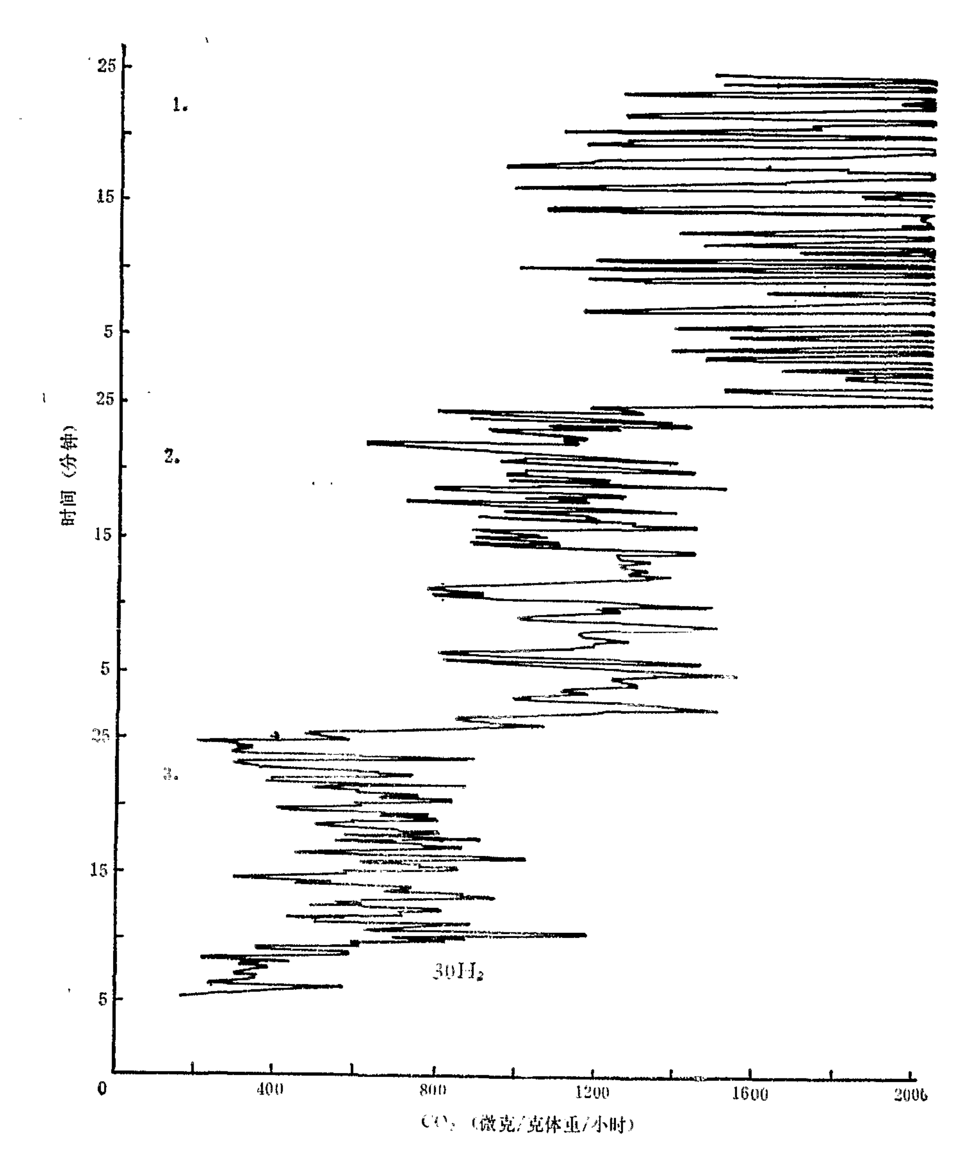


图 4 小地老虎飞行时释出的 CO_2 量（红外 CO_2 仪测定）翅振频率：
1. 100 赫兹 2. 50 赫兹 3. 20 赫兹

讨 论

从飞行肌的超微结构中，可以看出小地老虎蛾的肌纤维与线粒体都十分发达，肌纤维的收缩率也较小，适合于高频翅振与快速飞行；微气管不但伸入到肌膜内，而且直径粗，数量多，对气体交换非常有利；横管与肌质网和线粒体的连系密切，使肌膜兴奋时钙离子的释放与 ATP 的供应，能够高效率的进行，上述种种都为小地老虎蛾的远距离迁飞提供了物质基础。小地老虎的翅振频率与肌肉神经兴奋频率的同步关系，说明它在飞行时翅振频率高于一般同步肌，也说明了通过翅振时的声频测定，可以较为简便的测得翅振频率。

在飞行时，按每小时消耗的脂肪量计算，每克肌每小时可获得热能 30—45 卡，由于升

温和维持胸温约需热能 10—20 卡，体表可能散失的热能约 1 卡左右，其它大部分能量都转化成为机械能，气温愈高，消耗的能量愈少，因而迁飞距离就愈远。春季越冬代向北迁飞时，一般多在晚间气温高于 10℃ 时出现蛾峰，当时高空气温尽管较低，但胸温可通过发热得到补偿；同样，在地面气温低于起飞的临界温度时，也可因翅振预热而加以克服，由此合理地解释了越冬代蛾在迁飞时，为什么在寒冷时节照样会见到蛾子，甚至出现蛾峰。

从蛾龄不同的飞行肌中，还可以看出线粒体变化的情况，其衰退现象出现，导致飞行能力的丧失，有时在寒冷地区，冬季虽然亦能见到个别蛾子，但解剖与电镜观察表明，它们的线粒体往往呈衰退状态，说明无滞育习性的小地老虎蛾，在寒冷地区即使可以越冬，但最终不可能有迁飞能力，当地翌年春季的虫源，只能来自南方气候温暖的地区。

参 考 文 献

王荫长 1980 小地老虎与粘虫发蛾期同步现象的探讨．植物保护学报 7(4)245－51。

吴家荣 1983 小型昆虫吊飞装置的研制和应用 南京农学院学报(1)：112－5。

松浦博一，宫下和喜 1978 光周期に対するタマナヤガの反応と越冬可能性。応動昆 22(1)：7－11。

Casey, T. M. 1976 Flight energetics of sphinx moths: Heat production and heat loss in *Hyles lineatra* during free flight. *J. Exp. Biol.* 64, 545--60.

Heinrich, B. 1970 Nervous control of the heat during thoracic temperature regulation in a sphinx moth. *Science* 169, 606—7.

Ress, H. H. 1977 Insect Biochemistry, Chapman and Hall. London. (钦俊德译《昆虫生物化学》，科学出版社，6～7.)

Sacktor, B. 1975 Biochemistry of insect flight part I. Utiliztion of fuel by muscle In «Insect biochemistry and function». pp. 1—88. Chapman and Hall. Landon.

Usherwood, P. N. R. 1975 Insect Muscle 1—74 Academic Press.

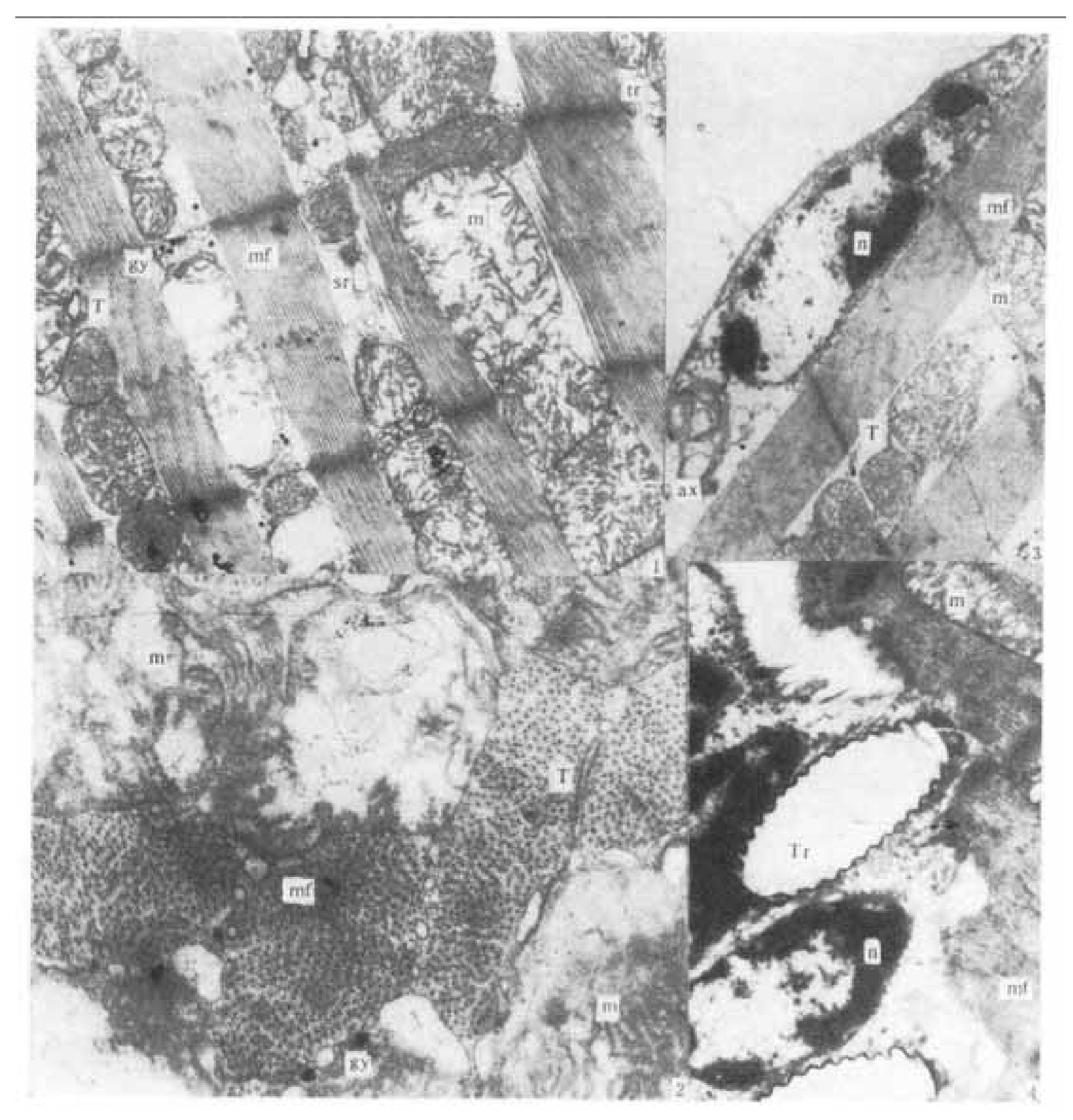
STUDIES ON THE ULTRASTRUCTURE OF FLIGHT MUSCLES IN RELATION TO FLYING CAPACITY OF THE BLACK CUTWORM MOTHS (*AGROTIS YPSILON* ROTTEMBERG)

WANG YIN-CHANG YOU ZI-PING
(Department of Plant Protection, Nanjing Agricultural University)

Electron microscopical investigations have been carried out on the fight muscles of the black cutworm moths (*Agrotis ypsllon* Rottemberg) in relation to their flying capacity for dispersion and migration. The results revealed that the indirect flight muscles in the mid-thorax were well equipped with highly specialized myofibrillae and shorter sarcomeres, intercalated with aboundant large mitochondria arranged in rows among the muscle fibrils. A rich supply of tracheoles of various diameters was found distributing over the fibrils. Evidently, the energy supply during flight is related to the expenditure of fat stored in large amount in the fat bodies of the abdomen. All these features imply that the moths of black cutworm possess an excellent physiological basis for long distance flying activities during dispersion or mass migration.

The flying capacity of the tethered moths three to seven days after emergence was tested by using a flying-mill equipped with automatic recording device. The wing frequency during flight was observed to be about 100 to 120 beats per second and the flight speed was estimated to be 7,500 meters per hour. The flight could persist without intermitence for 10 hours on the flying-mill, which would cover approximately a range of 60 kilometers. During flight the respiratory rate was detected to increase more than 100 fold as compared with that at rest. The fat was consumed at a rate of 5 mg per gram body weight per hour. The critical temperature for starting flight was found to be about 8°C and during flight the temperature of the thorax was raised 5°—9°C above ambient air. Therefore, the flight muscles of this moth are highly specialized and fitted for long distance migration.

Key words *Agrotis ypsilon* Rottemberg——fight muscle ultrastructure——flying capacity



小地老虎不同蛾龄的飞行肌纵切面的电镜照片

1. 蛾龄 12 天的飞行肌×14,000,
2. 飞行肌的纵切面×14,000,
3. 示核与轴突×10,000,
4. 示成对的微气管,上面管内充满液体,下面管内无液体×14,000:

gy.糖原颗粒 m.线粒体 mf.肌原纤维 T.横管 tr.微气管 Sr.肌质网 ax.轴突 n.细胞核